

УДК 576.895.773 + 595.773.4 : 211  
© 1995

**ГОНОТРОФИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ У ОСЕННЕЙ ЖИГАЛКИ  
STOMOXYS CALCITRANS (DIPTERA, MUSCIDAE)**

**Л. А. Григорьева**

Гонотрофические отношения, функциональные и возрастные изменения яичников исследованы у мух *Stomoxys calcitrans* известного календарного возраста. Созревание фолликулов, образование и выведение желтых тел, растяжение трахеол по поверхности яйцевых трубочек отражают функциональные циклы половой системы самок. Возрастные изменения проявляются накоплением признаков старения организма, продуктов окисления в виде мелких гранул липофусцина в клетках концевых ножек овариол и прилегающих к ним клетках латеральных яйцеводов. Интенсивность прижизненного окрашивания этих участков увеличивается от бледно-лимонного до желтого и буроватого по мере старения насекомого.

Важнейшим аспектом структуры популяций кровососущих насекомых является возрастное распределение особей, или соотношение численностей различных возрастных групп. Возрастные характеристики принято делить на календарные, определяемые числом прожитых дней, и физиологические. Причем последние проявляются накоплением в организме необратимых изменений, обусловленных его нормальной жизнедеятельностью (Беклемишев, 1970). Для кровососущих двукрылых мерой физиологического возраста считается число сделанных самкой гонотрофических циклов, которое до последнего времени определялось по количеству желтых тел в овариолах двукрылых.

Исследования гонотрофических отношений двукрылых в России были начаты школой В. Н. Беклемишева на комарах. Критический анализ гонотрофического цикла мух сем. Muscidae выполнен Дединой (1962) по работам Кузиной (1942, 1950) и Линева (1951, 1953). В последние годы эта тема значительно разработана зарубежными исследователями (Goodman e. a., 1968; Miller e. a., 1968; Chia e. a., 1982; Tyndale-Biscoe, 1984; Jones e. a., 1992). Все эти работы базируются на определении физиологического возраста мух по количеству желтых тел, накапливающихся в овариолах за жизнь самки. Однако до настоящего времени нет четкого представления о природе и роли этих образований.

Поэтому мы сочли целесообразными исследования микроструктуры овариол яичников на последовательных этапах жизни и питания самок, что позволило бы расширить представления о гонотрофических отношениях, систематизировать морфологические изменения половой системы и уточнить критерии определения физиологического возраста самок осенней жигалки.

**МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ**

Материалом для изучения послужили 1050 самок из культуры, которую вели в лаборатории паразитологии Зоологического института РАН в течение последних 4 лет, получив 20 генераций. Насекомых содержали в индивидуальных садках при

температуре 18.0–22.0° и световом режиме: 16 ч света и 8 ч темноты, учитывая число кровососаний и кладок, сделанных каждой самкой. Мухи питались при естественном кровососании на руке человека или ушах кролика обычно 1 раз в сутки.

Для гистологических исследований брали самок заведомо известного возраста. Яичники фиксировали в смеси Шаффера, заливали в парафин через метилбензоат-целлоидин. Срезы толщиной 5 мкм окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну, азановым методом по Гейденгайну и ставили ШИК-реакцию по Лилли с надуксусной кислотой и реакцию Шморля на липофусцины. Параллельно отдельные овариолы окрашивали спиртовым раствором нейтрального красного, изготавливая тотальные препараты в канадском балъзаме. Процентные изменения структуры фолликула вычисляли, исходя из доли абсолютного размера каждой единицы строения в общей длине фолликула по его продольной оси.

Изменения трахейной системы яичников изучали в сканирующем электронном микроскопе. Охлажденных мух вскрывали в 0.1 М фосфатном буфере, фиксировали в 2.5 %-ном растворе глутаральдегида на 0.1 М фосфатном буфере, в котором объект выдерживали 3 ч, затем промывали в двух сменах фосфатного буфера. Обезживляли в серии спиртов возрастающей крепости с последним этапом в ацетоне. Высушивали объекты при критической точке в установке НСР-2 „Хитачи“, Япония. Сухие объекты напыляли после их закрепления на столиках-держателях контактным клеем платиной. Исследование проводили на СЭМ модели S-450 „Хитачи“.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Из 1050 самок не завершили первого гонотрофического цикла 260 особей, т. е. четверть (24.7 %) от численности выращенных в лаборатории. 790 самок (75.3 %) сделали по одной и более кладок. Из них один раз отложили яйца 262 (33.2 %) самки, 2 кладки завершили 208 (26.3 %) особей, 3 – 149 (18.9 %), 4 – 86 (10.9 %), 5 – 59 (7.5 %) и 6 – 26 (3.2 %).

На развитие фолликулов первого гонотрофического цикла самке требуется в среднем 4, максимально 5 кровососаний, а на последующие – по 2, редко 3. Кровь мухи пьют не каждый день, а пропускают 1 или 2 неочередные сут, отдыхая и допереваривая полученную прежде кровь. Перед кладкой мухи не питаются в течение 34–40 ч, а после откладки каждой порции яиц самке необходимо новое кровососание не позже, чем через 12–16 ч. В следующем кровососании многие особи нуждались также через 12–18 ч. Как правило, самки питались, едва успев отложить яйца. При таком режиме питания на первый гонотрофический цикл самке осенней жигалки требуется 5–7 дней, а на последующие – по 3–4 дня. Шесть кладок самка может сделать за 24–26 дней, максимальное значение в опыте составило 39 дней. Три кладки самки делали за две недели.

Основу полового аппарата самок осенней жигалки составляют парные яичники, в каждом из которых по 50–60 синхронно функционирующих овариол политрофического и мероистического типа. В каждой из них принято выделять концевой филамент, гермарий, вителлярый и концевую ножку. С апикального конца все овариолы соединяются посредством концевых филаментов, а с базального переходят в латеральные яйцеводы, впадающие в общий яйцевод. Снаружи каждый яичник покрыт оболочкой.

Вновь выплотившиеся самки и самки, прожившие 5–8 сут на сахарном сиропе, имели в овариолах по одному сформированному фолликулу на стадии I (по Кристоферсу–Меру), связанному с гермарием соединительным стебельком, и одному

Таблица 1  
Развитие фолликулов на первом гонотрофическом цикле  
Table 1. Development of folliculs in first gonotrophic cycle

Питание	Фолликулы очередных циклов					Возраст, дни
	1-го	2-го	3-го	4-го	5-го	
1	IIA	I	N	—	—	1–2
2	IIIB–III	IIA	N	N <sub>0</sub>	—	2–3
3	III–IV	IIIB	I	N	—	4–5
4	IV–V	III	IIA	I	N <sub>0</sub>	6–7

Примечание. Классификация по: Christophers, 1991; Mer, 1932. Тире — фолликулов нет.

Таблица 2  
Структурные изменения фолликулов и яйцевых трубочек на первом гонотрофическом цикле  
Table 2. Structural changes in first gonotrophic cycle of folliculs and ovarioles

Структура	Время развития				
	после вы­плода без кро­во­со­са­ния	через 1–1.5 суток после кровосо­са­ния			
		1-го	2-го	3-го	4-го
Фолликул 1-го порядка					
длина	33.6–37.2	94.3–102.1	157.5–178.2	443.4–502.6	787.8–960
ширина	33.6–37.2	52.4–66.8	89.7–106.2	154.8–173.4	273.6–289.2
Клетки фолликулярного эпителия					
высота	3.5–4.2	8.4–9.9	7.7–10.9	15.9–24.4	6–9
ширина	3.5–4.2	2.8–4.1	3–6.6	6.2–8.1	31.3–37.5
Совокупность питающих клеток по про­дольной оси фолликула	15.3–16.7	31.7–54.6	62.8–84.3	97.4–107.3	108.2–143.4
Ооцит					
длина	9.9–13.5	28.2–32.8	47.5–52.5	145.4–260.4	514.2–639.1
ширина	9.9–13.5	28.2–32.8	47.5–52.5	64.5–75.4	127.2–156.4
Яйцевая трубочка					
длина	223.2–258.9	445.3–540.9	745.8–843.2	940.3–1324	1500–1736.4
Количество фолликулов, созревающих в яйцевой трубочке (+ 1 фолликул в гермари)	1	2	2–3	3	4

развивающемуся в гермари фолликулу на стадии N. Примерно через 24–30 ч после первого питания от гермари отделяется второй фолликул, и так далее. Это дает возможность предположить, что каждое последующее питание стимулирует формирование нового фолликула в гермари на первом гонотрофическом цикле. После переваривания очередной порции крови во всех овариолах параллельных циклов изменения происходят синхронно по схеме, представленной в табл. 1.

За первый гонотрофический цикл каждая овариола яичника претерпевает значительные структурные изменения, в длину она увеличивается в 6–7 раз, причем

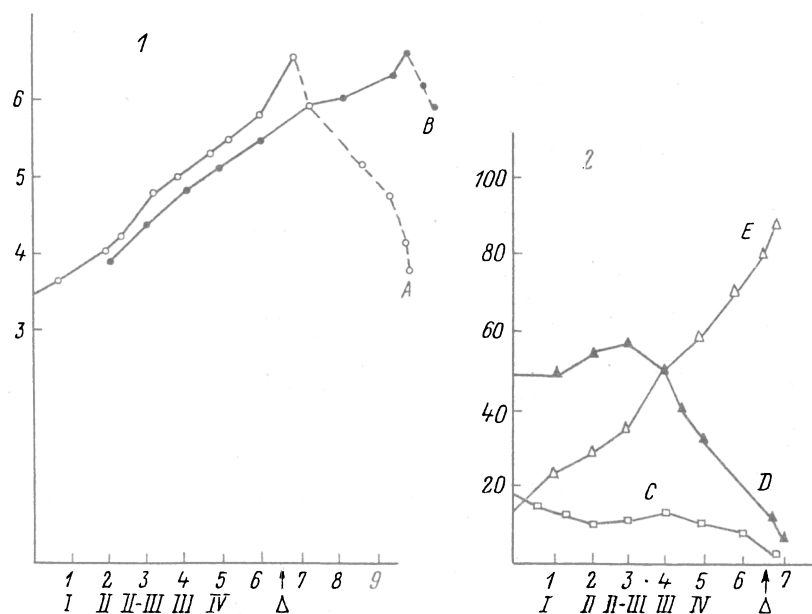


Рис. 1. Изменения растущего фолликула (1) и его структур (2).

А — фолликул первого гонотрофического цикла и его мешок (пунктир); В — фолликул второго гонотрофического цикла и его мешок; С — фолликулярный эпителий, D — питающие клетки, E — ооцит; по оси абсцисс: арабские цифры — календарный возраст, римские — дни кровососаний; Δ — кладка яиц; по оси ординат: логарифм удельного роста (1), абсолютное увеличение размеров в % (2).

Fig. 1. Changes of growing follicle (1) and its structures (2).

наибольшие количественные преобразования происходят после первого и последнего питания (табл. 2). Через сутки после первого питания овариола увеличивается в 2–3 раза, в основном за счет двукратного возрастания доли питающих клеток. Ооцит заметен в массе питающих клеток уже после выплода, до первого кровососания он увеличивается в размере примерно в 2 раза, а ко времени откладки яиц — в 50–60 раз от исходного. Достигнув наибольших размеров после 2–3-го кровососания, питающие клетки остаются до откладки яиц примерно в тех же пределах, однако в структуре фолликула их доля резко падает после 3-го питания с 55 до 8.2 % (рис. 1, 1), а сами клетки подвергаются процессам дегенерации с карипикнозом и кариорексисом. Доля фолликулярного эпителия незначительно изменяется в структуре фолликула за цикл (с 19.8 до 1.7 %), однако меняется форма клеток и расположение всего пласта, что показано на рис. 2. После выхода из гермария фолликул окружен монослоем клеток кубической формы, которые после первого питания начинают вытягиваться до призматических и столбчатых. После второго питания изменяется расположение эпителиального слоя. На апикальной поверхности фолликула клетки укорачиваются и как бы сползают с трофоцитов, внедряясь под них, так что между последними и ооцитом остается канал, который суживается до 1/5 диаметра фолликула после четвертого питания. Фолликулярный эпителий к этому времени уплотняется, сформировав хорион вокруг яйца на предыдущей стадии. Весь фолликул покрывает „шапочка” из дегенерирующих трофоцитов с неразличимыми клеточными мембранами и ядрами на стадии распада. Их ядра и частично цитоплазма содержат азанофильные опалесцирующие гранулы, часть которых уже в этот период приобретает желтоватый оттенок. Концевая ножка, как и интерфолликулярные стебельки, начинают лизироваться

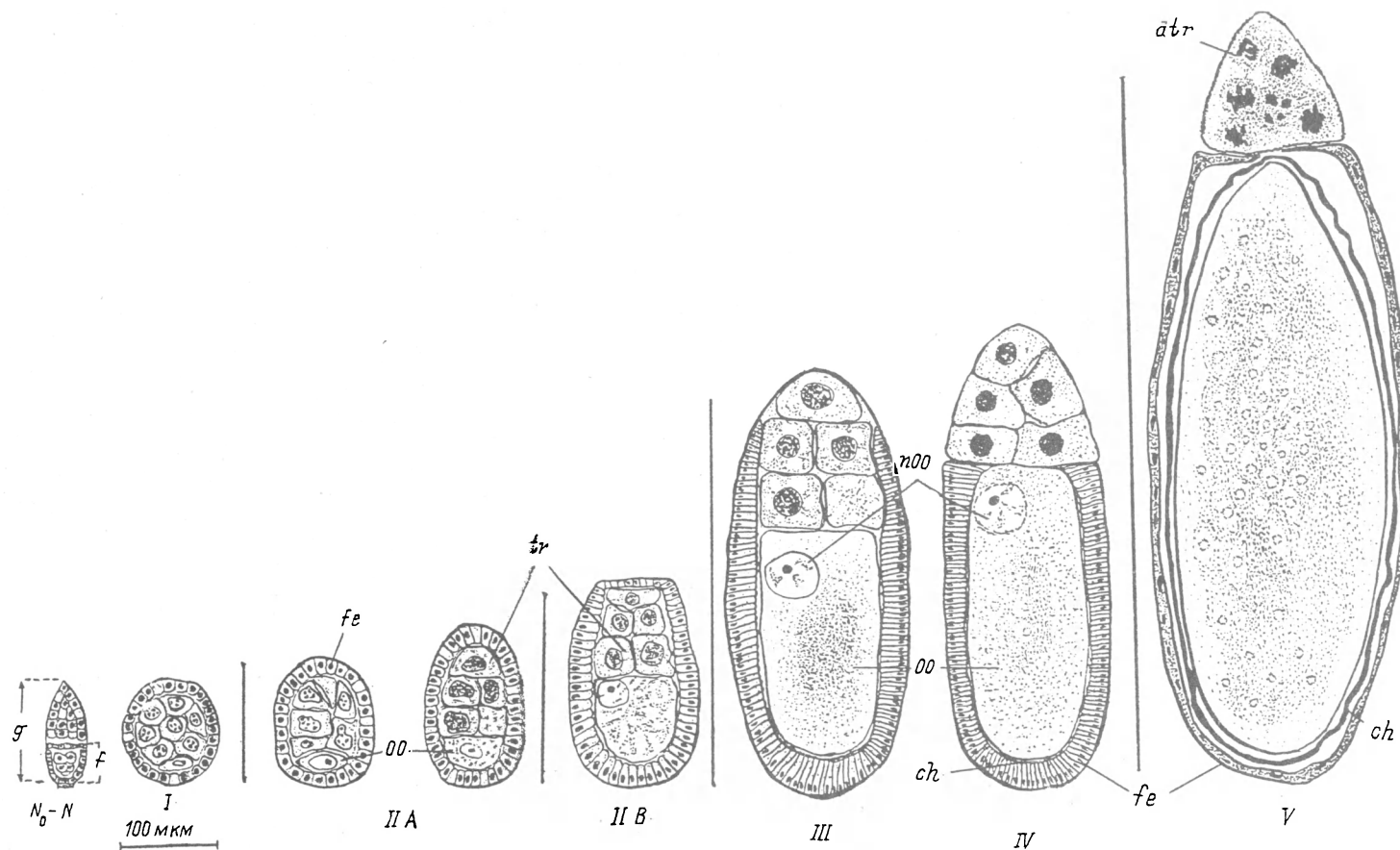


Рис. 2. Изменения структуры фолликула за один гонотрофический цикл.

*g* — гермарий; *f* — фолликул; *fe* — фолликулярный эпителий; *oo* — ооцит; *tr* — питающие клетки; *dtr* — дегенерирующие питающие клетки; *nno* — „зародышевый пузырек“, или ядро и ядрышко ооцита; *ch* — хорион. *IV*–*V* — стадии развития фолликулов по: Christophers, 1911; Mer, 1932; вертикальные линии — кровососание.

Fig. 2. Changes in follicul structure during one gonotrophic cycle.

примерно через сутки после 3-го питания. После 4-го питания перед выходом яиц отмечали остатки концевых ножек в виде сморщенных безъядерных структур в базальных частях овариол. Таким образом, к концу первого гонотрофического цикла в яйцевой трубке располагается 5 фолликулов, из них один в гермари, а четыре – в вителлярии, в двух из которых откладывается желток. Овариола, увеличиваясь в размере за первый цикл с 0.2 до 1.5–1.7 мм, растягивает по своей поверхности оболочку – тонкую эластичную мембрану с анастомозирующими мышечными волокнами, трахеями и клубочками трахеол (рис. 3, 1–3; см. вкл.). Гонотрофический цикл завершается откладкой яиц и образованием желтых тел. С откладкой яиц первого гонотрофического цикла начинается формирование яиц следующего и инволюционные процессы в концевых отделах овариол. При этом за первой кладкой обычно следовали две, иногда одно кровососания, и через 2–3 дня мухи откладывали вторую порцию яиц. За два первых цикла количество фолликулов в каждой яйцевой трубке сокращается с 3 до 5. Только после этого первое питание третьего гонотрофического цикла стимулировало отделение очередного, шестого по порядку, фолликула от гермари. На всех последующих циклах количество фолликулов в яйцевых трубках остается неизменным: один – в гермари и три – в вителлярии.

Структурно-восстановительные процессы в яйцевых трубках сводятся к выведению вспомогательных элементов яйца предыдущего цикла и сокращению стенок нижней трети овариол. Уже через 30 мин после выхода яйца в образовавшуюся полость начинают спускаться остатки дегенерировавших трофоцитов в виде азанофильных, слегка опалесцирующих гранул (рис. 3, 4), а далее постепенно спадаются стенки фолликула, который за 6–12 ч после яйцекладки сокращается на 40–50 % длины (рис. 3, 5), т. е. до 450–480 мкм, из которых примерно 300–350 мкм занимает фолликулярный пласт, а 80–90 мкм – остатки трофоцитов. К этому времени отмечали нарушение целостности эпителиального слоя и дегенерацию его клеток с кариопикнозом и базофилией цитоплазмы. Клетки начинают слущиваться, и разрушенные массы продвигаются в базальный конец яйцевой трубки, так как фолликулярный эпителий в этот период представляет полый цилиндр со спадающимися стенками. Через 6 ч после выведения яиц на гистопрепаратах концевых участков овариол можно заметить опалесцирующие отложения пигмента (рис. 3, 6), которые через 10–12 ч становятся отчетливо различимыми (рис. 4, 1; см. вкл.). На фоне эозинофильных тканей латеральных яйцеводов и оболочек овариол и рядом с базофильными элементами фолликулярного мешка они выделяются опалесцирующей желтоватой окраской. Через 9–12 ч после кладки практически все пигментсодержащие гранулы ядерного происхождения из трофоцитов спускаются в низ овариолы. Оставшиеся компоненты клеточной стромы вместе с фолликулярным мешком оседают в область концевой ножки, так как проведение разрушающихся масс вспомогательных элементов фолликула становится невозможным из-за постепенного сокращения диаметра овариолы с 80 мкм через 6 ч после кладки до 50 мкм – через 12 ч, 40 мкм – через 1–1.5 сут и 30–25 мкм через 2–2.5 сут. Через 1.5–2 сут после откладки яиц фолликулярный мешок сокращается в длину на 60–65 % (рис. 4, 2). Базальная мембрана с остатками клеток фолликулярного слоя сильно складчата. Через 2–3 сут остатки фолликула формируют некомпактное тело размером  $24 \times 104$  мкм, в 16.2 % длины вышедшего яйца (639 мкм) и 10.8 % длины фолликула (960 мкм) (рис. 4, 3). Это тело, названное по цвету маркирующего его пигмента желтым, занимает область концевой ножки овариолы, свободно располагаясь в 120–180 мкм ее длины. На поздних стадиях формирования, через 2–3 сут после откладки яиц, его составные компоненты структурно не различимы. Однако каждая из двух частей желтого тела претерпевает самостоятельные деструктивные процессы. Первая образовывается через 6–12 ч после выхода яйца

и представляет собой остатки ядерного материала трофоцитов, дегенерация которых продолжается уже не менее 4 сут. Это пикнотичные клетки, содержащие опалесцирующий пигмент, их совокупность в диаметре составляет 23,6–29,5 мкм перед кладкой. К ним примыкают остатки фолликулярного эпителия и строма трофоцитов, в которых не замечено опалесцирующего пигмента, так что на тотальных препаратах они видны как два остаточных тельца (рис. 4, 4). Таким образом, в образовании желтого тела принимают участие вспомогательные элементы фолликула – трофоциты и фолликулярный эпителий, однако только первые обеспечивают этому остаточному образованию желтоватый пигмент. Образование желтого тела происходит за 2–3 сут, за это же время созревает фолликул второго гонотрофического цикла. Однако если его созревание запаздывает, желтое тело предыдущего цикла формируется независимо за указанное время. Рис. 1, 2 демонстрирует, что скорость формирования желтого тела выше скорости созревания очередного фолликула, судя по разнице углов отклонения их графиков.

В течение цикла изменяется и пространственная конфигурация трахеол, вплетенных в оболочку яйцевой трубочки. После выхода яйца первого гонотрофического цикла из овариолы ее базальная часть, где спадается фолликулярный мешок, сокращается. На поверхности оболочки трубочки трахеолы собираются в кисти и петли (рис. 4, 5, 6), однако, по мере роста фолликула второго гонотрофического цикла наружная оболочка вновь растягивается, расправляя по его поверхности элементы трахейной системы (рис. 5, 1). Таким образом, перед завершением второго гонотрофического цикла каждая овариола содержит цепочку фолликулов, причем в базальном конце под фолликулом V стадии располагается образование, которое на витальных препаратах имеет бледно-лимонный, молочно-лимонный оттенок. Далее все повторяется. Самка откладывает вторую порцию яиц. В нижней трети овариолы под фолликулом следующего порядка остается яйцевой мешок, спадающийся через 2–3 (4) сут. В стенке сократившейся базальной части яйцевой трубочки вплетены петли трахеол. Однако желтого тела предыдущего цикла в базальной части полости овариолы мы не находим. Оно выталкивается в полость латерального яйцевода при выходе яйца (рис. 5, 2) и удаляется из яйцеводов (рис. 5, 3), что повторяется при каждой последующей откладке яиц. Образование желтого тела второго гонотрофического цикла происходит по схеме первого цикла. Через 6 ч после выведения яиц в полости концевой ножки под фолликулярным мешком начинают откладываться пигментированные тела. Через 9–12 ч остатки ядер трофоцитов спускаются, проходя через полость фолликулярного пласта, в основание овариолы и частично выводятся из яйцевой трубочки в виде гранул диаметром 1,5–3,2 мкм. По мере сжатия дистального конца овариолы и уплотнения дегенерирующих тканей выведение из половой системы их элементов прекращается, однако происходит набухание клеток концевых ножек и прилегающих к ним участков латерального яйцевода, что заметно уже через 9–12 ч после выведения яиц (рис. 5, 4). Топографически эти участки близки к местам расположения содержащих пигмент масс (рис. 5, 5, 6).

Ко времени созревания фолликула третьего гонотрофического цикла трахеолы вновь растянулись по поверхности очередного фолликула (рис. 6, 1). Цикл повторяется вновь: выходит яйцо третьего гонотрофического цикла, выталкивая из овариолы остатки вспомогательных клеток (желтое тело) второго цикла в яйцеводы, трофоциты и фолликулярный эпителий вышедшего яйца дегенерирует, образуя желтое тело третьего цикла, а над ними в яйцевой трубочке созревает фолликул четвертого.

У самок, прошедших 4–6 гонотрофических циклов, эластичность наружной оболочки яйцевой трубочки и выводных протоков снижена, и на витальных препаратах эти структуры приобретают буроватый оттенок. Если на первых двух

циклах сокращение яйцевого мешка происходит за 2–3 сут, то на последующих – за 4–5. Уже на 3-м и 4-м циклах заметно удлинение концевой ножки до 210–230 мкм, так что в ее полости ткани желтого тела предыдущего цикла на последних этапах дегенерации (ядра фолликулярного эпителия в стадии кариорексиса, рис. 6, 2–4) располагаются рыхло и свободно, растягиваясь на 180–190 мкм.

Циклические функциональные изменения в овариолах вызывают изменения структуры цитоплазмы клеток базальной части овариолы и близлежащих участков латерального яйцевода, что выражается в появлении после первого и накоплении при последующих циклах мелкой оксифильной зернистости, 0,2–0,5 мкм диаметром (рис. 4, 3; 5, 4–6). При ШИК-реакции по Лилли и реакции Шморля она приобретает вид красноватой или синеватой зернистой дымки. Вероятно, постепенное накопление в цитоплазме клеток зерен липофусцина, как показали качественные реакции, свидетельствует об активных окислительных процессах разрушения митохондрий и клеточных мембран, что и вызывает прижизненное изменение цвета от бледно-лимонного до желтоватого и бурого. Накопление липофусцина указывает на усиление процессов старения с возрастанием функциональной нагрузки, накопление изменений аутофагического и аутодеструктивного характера.

Суммируя полученные результаты, следует отметить, что первый гонотрофический цикл является основным подготовительным этапом в репродуктивном процессе осенней жигалки. Он наиболее продолжителен и неустойчив, так как только 50 % самок преодолевают его, переходя на следующие гонотрофические циклы. 25 % особей не могут его завершить и столько же самок проходят лишь один цикл. В течение первого гонотрофического цикла заполняются яйцевые трубочки наряду с завершением развития фолликулов первого порядка. Каждое питание стимулирует формирование одного нового фолликула, до пяти в овариолах на первом гонотрофическом цикле. При всех последующих циклах – до 4 : 1 – в германии и 3 – в вителяррии.

Каждый цикл приводит к функциональным изменениям в овариолах. К ним мы относим: созревание фолликула гонотрофического цикла, выход зрелого яйца, образование желтого тела и удаление из овариол и выводных протоков желтых тел предыдущих циклов.

Изменения трахейной системы также носят циклический характер. При росте фолликулов объем генеративной ткани увеличивается по сравнению с объемом трахейной системы, клубочки трахеол растягиваются. После откладки яиц трахеолы образуют петли и кисти на поверхности сократившихся участков трубочек, но никогда не скручиваются в клубочки.

Эти функциональные изменения, повторяясь из цикла в цикл, не могут служить показателем физиологического и календарного возраста самок. Методика определения физиологического возраста по количеству желтых тел, предложенная для мух Кузиной (1942) и применяемая долгие годы (Anderson, 1964; Sutherland, 1980), по нашему мнению ошибочна, так как желтые тела являются временными образованиями, которые выводятся из половой системы самок. Таким образом, структурная цикличность роста и созревания фолликулов, образования и выведения желтых тел, растяжения и собирания в кисти трахеол на поверхности яйцевых трубочек отражает функциональные изменения половой системы самок осенней жигалки.

К возрастным изменениям, накапливающимся в организме, следует относить признаки старения, такие как накопление птеридина в зрительном анализаторе осенней жигалки (Mail e. a., 1983), увеличение количества кутикулярных слоев грудных опорно-скелетных структур (Neville, 1983). К этой же категории следует относить и изменения интенсивности прижизненной окраски базальных концов овариол и латеральных яйцеводов в половой системе самок, количественное



определение которых, вероятно, возможно при использовании фотоколориметрического анализа.

Основываясь на изученном лабораторном материале с известным календарным и физиологическим возрастом, мы попытаемся выделить критерии для определения физиологического возраста самок осенней жигалки на живом материале при ручном анатомировании.

У новорожденных самок мелкие яичники белого или кремоватого цвета густо пронизаны серебристыми нитями трахеол и трахей. Каждая овариола содержит по одному отделившемуся от гермария фолликулу и одному фолликулу, развивающемуся в гермарии.

Неклавшие самки имеют по несколько, от 2 до 5 фолликулов в овариолах. Стадии развития фолликулов описаны ранее. Желтый пигмент в области концевой ножки отсутствует. Перед откладкой яиц возможно желтоватое окрашивание верхушки фолликула V стадии, обусловленное дегенерацией трофоцитов с образованием липофусцина. Яйцевая трубочка содержит 5 фолликулов, из которых один – в гермарии, а последний представляет зрелое яйцо с хорионом перед откладкой.

У однократно клавших самок после кладки в овариолах находится большой фолликулярный мешок, над которым располагается фолликул III–IV стадии. Через 12–24 ч после кладки длина яйцевого мешка примерно равна длине фолликула следующего гонотрофического цикла. Через 2 сут после кладки фолликулярный мешок сократился в 2 раза и по длине примерно равен 1/3 длины расположенного выше фолликула IV–V стадии; через 3 (4) сут фолликул – на V стадии развития, под ним в области концевой ножки опалесцирующее пигментное тело молочно-лимонного оттенка. Далее на всех последующих циклах дегенерация фолликулярного мешка повторяется в деталях.

У двукратно и более раз клавших яйца самок всегда будет одно желтое тело в базальном конце овариолы на стадии формирования при сокращении фолликулярного мешка или в виде некомпактного образования под созревшим яйцом следующего гонотрофического цикла. Однако изменение интенсивности пигментации клеток базальной части овариол и латерального яйцевода будет способствовать более яркой окраске или первой части желтого тела (дегенерировавшие трофоциты) или всего желтого тела до желтоватой, интенсивно желтой, бурой.

По нашим наблюдениям, осенние жигалки на северо-западе России проходят один, редко два гонотрофических цикла (Григорьева, 1992, 1993) в силу неустойчивых погодно-климатических условий региона.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований.

#### Список литературы

- Беклемишев В. Н. Биоценотические основы сравнительной паразитологии. Л., 1970. 502 с.
- Григорьева Л. А. Сезонные изменения численности массовых видов зоофильных мух на юге Псковской области // Энтомол. обозр. 1992. Т. 71, вып. 1. С. 32–38.
- Григорьева Л. А. Экологические особенности зоофильных мух крупного рогатого скота Северо-Запада нечерноземной зоны России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Санкт-Петербург, 1993. 22 с.
- Детинова Т. С. Методы установления возрастного состава двукрылых насекомых, имеющих медицинское значение. Женева, 1962. 214 с.
- Кузина О. С. О гонотрофических взаимоотношениях у жигалок (*Stomoxys calcitrans* L. и *Haematobia stimulans* Mg.) // Мед. паразитол. 1942. Т. 11, № 3. С. 70–79.
- Кузина О. С. Сравнительно-паразитологические и экологические наблюдения над жигалками *Stomoxys calcitrans*, *Haematobia stimulans* и *Lyperosia irritans* // Эктопаразиты. 1950. № 2. С. 139–165.

- Линева В. А. О физиологическом возрасте самок комнатной мухи *Musca domestica* L. (Diptera, Muscidae) // Энтомол. обозр. 1953. Т. 33. С. 161–174.
- Линева В. А. Физиологический возраст и сезонный ход численности *M. domestica* L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1951. 11 с.
- Anderson J. R. Methods for distinguishing nulliparous from parous flies and for estimating the ages of *Fannia canicularis* and some other cyclorrhaphous Diptera // Ann. Entomol. Soc. Am. 1964. Vol. 57, N 2. P. 226–236.
- Chia L. S., Baxter J. A., Morrison P. E. Quantitative relationship between ingested blood and follicular growth in stable fly (*St. calcitrans*) // Can. J. Zool. 1982. Vol. 60, N 8. P. 1917–1921.
- Christophers S. R. The development of the egg follicle in anophelines // Paludism. 1911. N 2. P. 73.
- Goodman T., Morrison P. E., Davies D. M. Cytological changes in the developing ovary of the house fly fed milk and other diets // Can. J. Zool. 1968. Vol. 46, N 3. P. 409–422.
- Jones C. J., Milne D. E., Patterson R. S., Schreiber E. T., Milio J. A. Nectar feeding by *Stomoxys calcitrans* (Diptera: Muscidae): effects on reproduction and survival // Environ. Entomol. 1992. Vol. 21, N 1. P. 141–147.
- Mail T. S., Chadwick J., Lehane M. J. Determining the age of *Stomoxys calcitrans* (L.) (Diptera: Muscidae) // Bull. Entomol. Res. 1983. Vol. 73, N 3. P. 501–525.
- Mer G. G. The determination of the age of *Anopheles* by differences in the size of the common oviduct // Bull. Entomol. Res. 1932. Vol. 23, N 2. P. 563.
- Miller L. A., Treece R. T. Gonadotrophic cycles in the face fly, *Musca autumnalis* // Ann. Entomol. Soc. Am. 1968. Vol. 61, N 5. P. 690–696.
- Neville A. C. Daily cuticular growth layers and the teneral stage in adult insects: a review // J. Insect Physiol. 1983. Vol. 29, N 2. P. 211–219.
- Sutherland B. Physiological age determination in female *Stomoxys calcitrans* Linnaeus (Diptera: Muscidae) // Onderstepoort J. Vet. Res. 1980. Vol. 47, N 2. P. 83–88.
- Tyndale-Biscoe M. Age-grading methods in adult insects: a review // Bull. Entomol. Res. 1984. Vol. 74, N 3. P. 341–371.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург, 199034

Поступила 20.03.1995

# GONOTROPHIC RELATIONS IN STABLE FLY (STOMOXYS CALCITRANS, DIPTERA, MUSCIDAE)

L. A. Grigoryeva

*Key words:* stable fly, gonotrophic relations, yellow body.

## SUMMARY

Gonotrophic relations, functional and age changes of ovaries examined in the fly *Stomoxys calcitrans*. Follicles maturing, yellow bodies formation and removing, tracheols stretching on ovarioles surface reflect the function cycles of female sex system. Age changes manifest by accumulation of aging indications of organism, oxidations products, small granules of lipophusine in pedicel and lateral oviduct cells. Intensity of life-time colouring this parts increases from pale-lemon to yellow and brown by insects aging.

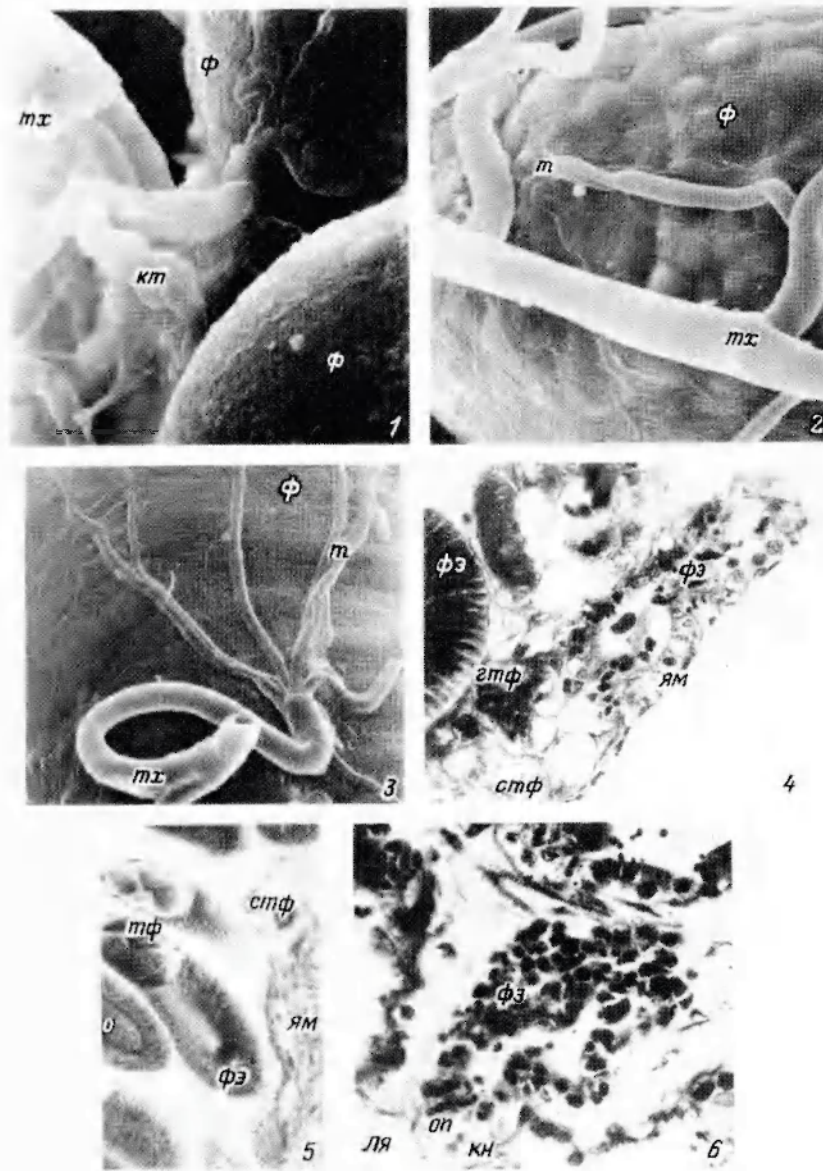


Рис. 3. Структурные изменения овариол на первом гонотрофическом цикле.

1 — фолликулы самки после выкладки (РЭМ,  $\times 1500$ ); 2 — фолликулы III стадии, после трех питаний (РЭМ,  $\times 1000$ ); 3 — фолликулы V стадии, после четырех питаний (РЭМ,  $\times 1000$ ); 4 — продольный срез через мешок яйца первого гонотрофического цикла, 6 ч после кладки (азокармин Гейденгайна,  $\times 400$ ); 5 — продольный срез через овариолы, 6 ч после кладки (азокармин Гейденгайна,  $\times 100$ ); 6 — продольный срез через базальный конец фолликулярного мешка и латеральный яйцевод, 6 ч после кладки (азокармин Гейденгайна,  $\times 400$ ); гтф — гранулы трофоцитов; дм — дегенерирующие массы; жт — желтое тело; кн — концевая ножка; кт — клубки трахеол; ля — латеральный яйцевод; ля — непарный яйцевод; о — овариола; оо — оболочка овариолы; оп — отложения пигмента на ранних фазах образования желтого тела; лт — петли трахеол; стл — стенка латерального яйцевода; стф — строма трофоцитов; т — трахеолы; тх — трахеи; тф — трофоциты; ф — фолликул; фз — фолликулярный эпителий; х — хорион; я — яйцо; ям — яйцевой мешок.

Fig. 3. Structural changes of ovarioles in first gonotrophic cycle.

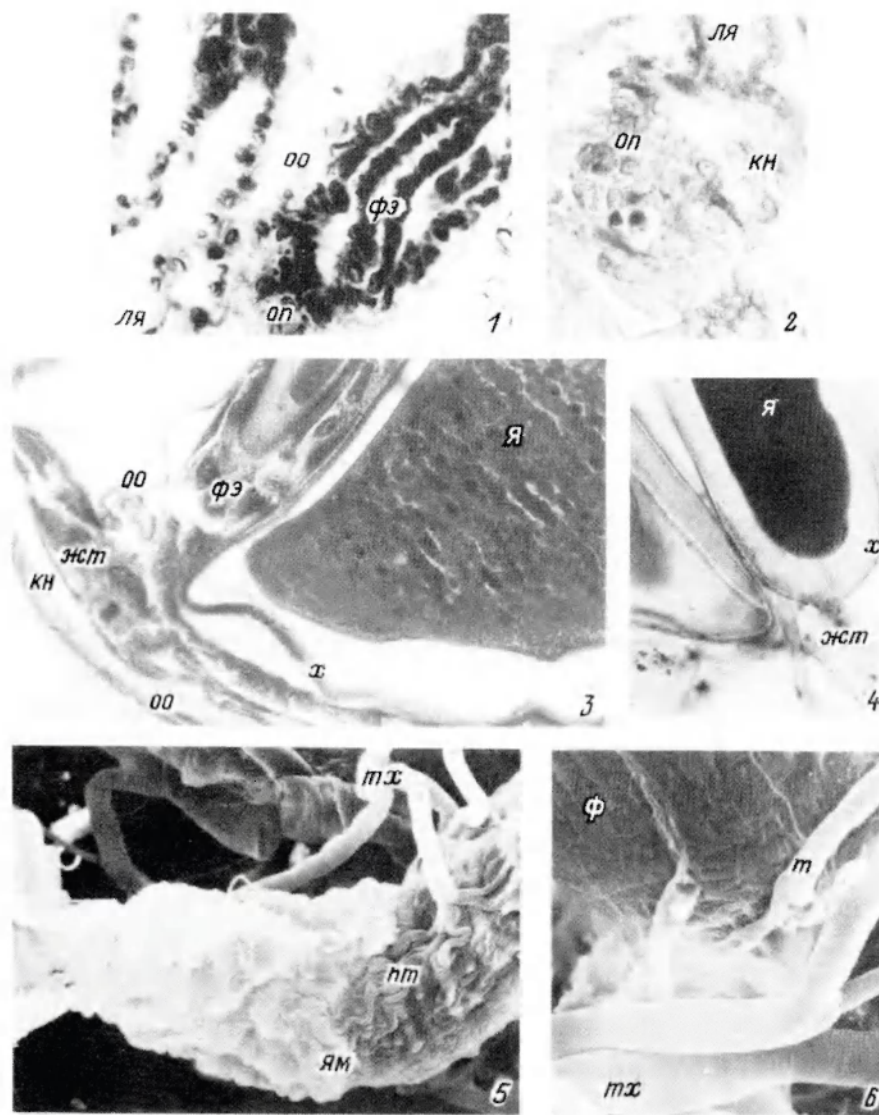


Рис. 4. Структурные изменения овариол на первом гонотрофическом цикле.

1 — продольный срез через базальный конец фолликулярного мешка и латеральный яйцевод, 12 ч после кладки (железный гематоксилин Гейденгайна, эозин,  $\times 400$ ); 2 — продольный срез через концевую ножку, 2 сут после кладки (азокармин Гейденгайна,  $\times 400$ ); 3 — продольный срез через концевой отдел овариолы и фолликул V стадии (азокармин Гейденгайна,  $\times 400$ ); 4 — тотальный препарат фолликулов V стадии неклавшей самки (нейтральный красный,  $\times 400$ ); 5 — фолликулярный мешок через 6 ч после кладки (РЭМ,  $\times 800$ ); 6 — фолликул второго гонотрофического цикла на стадии III (РЭМ,  $\times 1000$ ).

Fig. 4. Structural changes of ovarioles in first gonotrophic cycle.

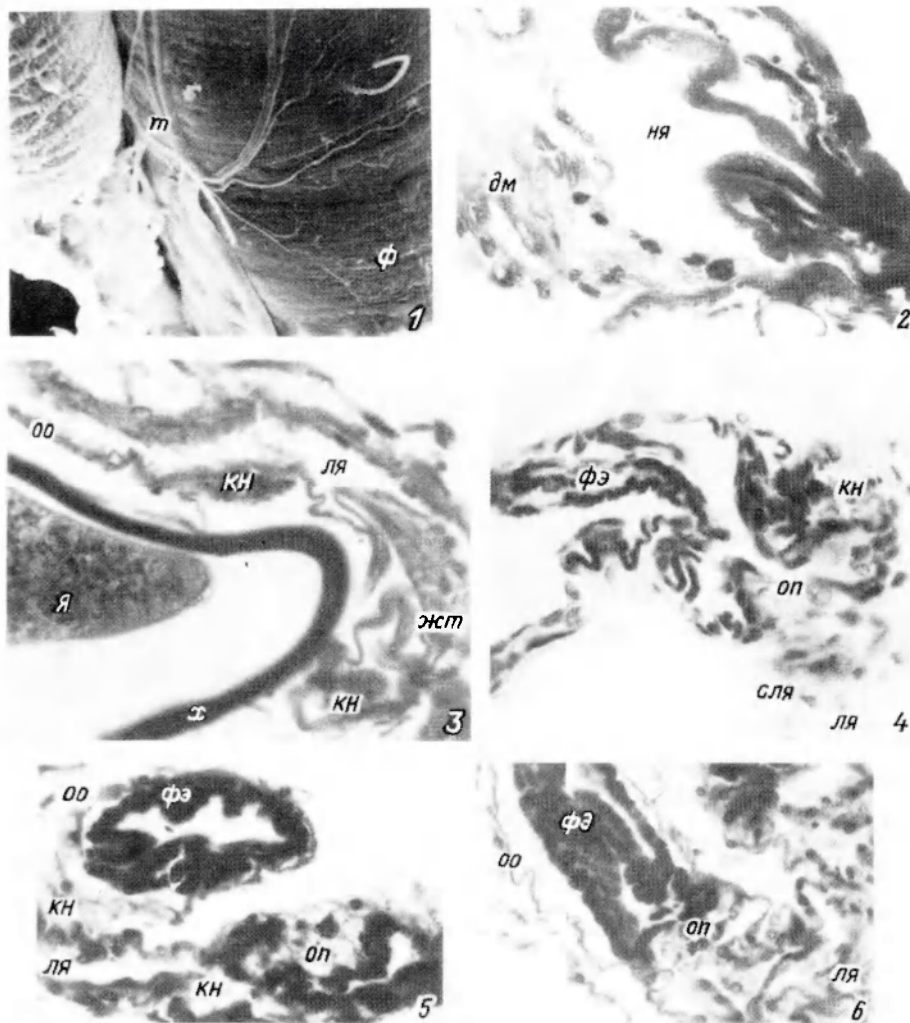


Рис. 5. Структурные изменения овариол на втором гонотрофическом цикле.

1 — фолликул второго гонотрофического цикла на V стадии (РЭМ,  $\times 700$ ); 2 — продольный срез непарного яйцевода, 9 ч после кладки (азокармин Гейденгайна,  $\times 400$ ); 3 — выход яйца второго гонотрофического цикла из яйцевой трубочки (азокармин Гейденгайна,  $\times 400$ ); 4 — продольный срез базального отдела овариолы, 9 ч после кладки (железный гематоксилин Гейденгайна,  $\times 400$ ); 5 — косой срез через концевые ножки и латеральный яйцевод, 12 ч после кладки (железный гематоксилин Гейденгайна,  $\times 400$ ); 6 — продольный срез через базальный отдел овариолы и латеральный яйцевод, 12 ч после кладки (железный гематоксилин Гейденгайна,  $\times 160$ ).

Fig. 5. Structural changes of ovarioles in second gonotrophic cycle.



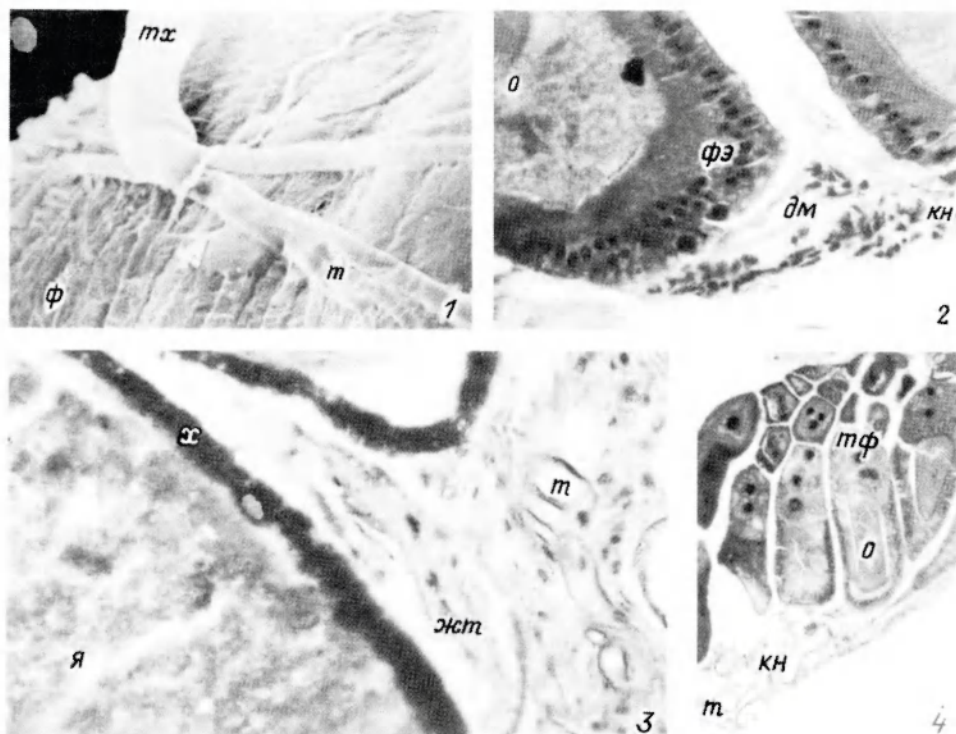


Рис. 6. Структурные изменения овариол на следующих гонотрофических циклах.  
 1 — фолликул третьего цикла (РЭМ,  $\times 2200$ ); 2 — продольный срез через дистальный конец овариолы на четвертом гонотрофическом цикле, 4 сут после кладки (железный гематоксилин Гейденгайна,  $\times 160$ ); 3 — продольный срез через фолликулы шестого гонотрофического цикла (железный гематоксилин Гейденгайна,  $\times 630$ ); 4 — продольный срез через яйцевые трубочки, пятый гонотрофический цикл (железный гематоксилин Гейденгайна,  $\times 100$ ).

Fig. 6. Structural changes of ovarioles in following gonotrophic cycles.